

**ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ СВЕДЕНИЯ ПО ФИЛОГЕОГРАФИИ
ГОЛОГО ЗЕМЛЕКОПА *Heterocephalus glaber* (Rodentia: Heterocephalidae)**

© 2020 г. Е. Д. Землемерова¹, *, Д. С. Костин¹, А. Р. Громов¹,
А. А. Мартынов¹, Д. Ю. Александров¹, Л. А. Лавренченко¹, **

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской академии наук, Москва, 119071 Россия

*e-mail: zemlemerovalena@ya.ru

**e-mail: llavrenchenko@gmail.com

Поступила в редакцию 28.02.2019 г.

После доработки 23.03.2019 г.

Принята к публикации 15.04.2019 г.

Голый землекоп *Heterocephalus glaber* является эндемиком сомали-масайского биома и обладает рядом уникальных черт. Нами впервые проведен сравнительный анализ последовательностей двух митохондриальных генов (цитохрома *b* и контрольного региона) этого вида из географических локалитетов, охватывающих значительную часть его ареала. Результаты исследования показали, что *H. glaber* обладает выраженной филогеографической структурой. Вероятно, существуют несколько глубоко дивергировавших форм *H. glaber* неясного таксономического ранга.

Ключевые слова: мтДНК, голый землекоп, *Heterocephalus glaber*, филогеография.

DOI: 10.31857/S0016675820030170

Голый землекоп *Heterocephalus glaber* распространен в засушливых и полусушливых районах Северо-Восточной Африки (Джибути, Восточная и Южная Эфиопия, Сомали, Восточная Кения) и ведет строго подземный образ жизни [1, 2]. Это один из двух видов позвоночных животных, обладающих сложной социальной организацией колоний, подобной таковой у общественных насекомых (муравьев и термитов) [3]. Очевидно, это не могло не повлиять на структуру его генетического разнообразия, явно недостаточно изученную. В настоящее время *H. glaber* является модельным объектом для целого ряда дорогостоящих медико-биологических исследований. Проводятся интенсивные поиски “кандидатных” генов, ответственных за такие уникальные черты этого вида как необычно высокая (для мелких млекопитающих) продолжительность жизни [4], резистентность к онкологическим заболеваниям [5–7], нечувствительность к термическим и химическим ожогам [8, 9], выносливость к высоким концентрациям углекислого газа [10, 11]. Все без исключения подобные исследования проводятся на весьма ограниченных выборках животных, взятых из нескольких лабораторных колоний, основатели которых происходят из ограниченной территории Южной Кении [12]. Исследования генетической изменчивости *H. glaber* в широком географическом контексте позволят подтвердить (или поставить

под сомнение) правомочность экстраполяции полученных выводов на представителей этого вида из других участков его ареала.

Голый землекоп – эндемик сомали-масайского биома, основной геоморфологической особенностью которого является Восточно-Африканская рифтовая система, оказавшая длительное влияние на климатический режим в Африке [13]. Данный биорегион имеет относительно низкое видовое разнообразие флоры и фауны, однако здесь наблюдается высокий уровень эндемизма растений [14], рептилий [15] и грызунов [16]. Детальные исследования филогеографической структуры эндемиков сомали-масайского биорегиона крайне немногочисленны. Одним из таких крупномасштабных исследований является работа по филогеографической структуре восточно-африканской группы песчанок рода *Gerbilliscus* [17]. Разработка детального эволюционного сценария для такого древнего эндемичного вида как *H. glaber* (возраст обособления этой эволюционной линии по молекулярным данным оценивается в 31 млн лет [18]), населяющего один из древнейших и климатически наиболее стабильных регионов всей Африки [19], позволит вынести определенные суждения об истории формирования сомали-масайского биома.

Ранее *H. glaber* рассматривали в составе семейства Bathyergidae [20]. В настоящее время на осно-

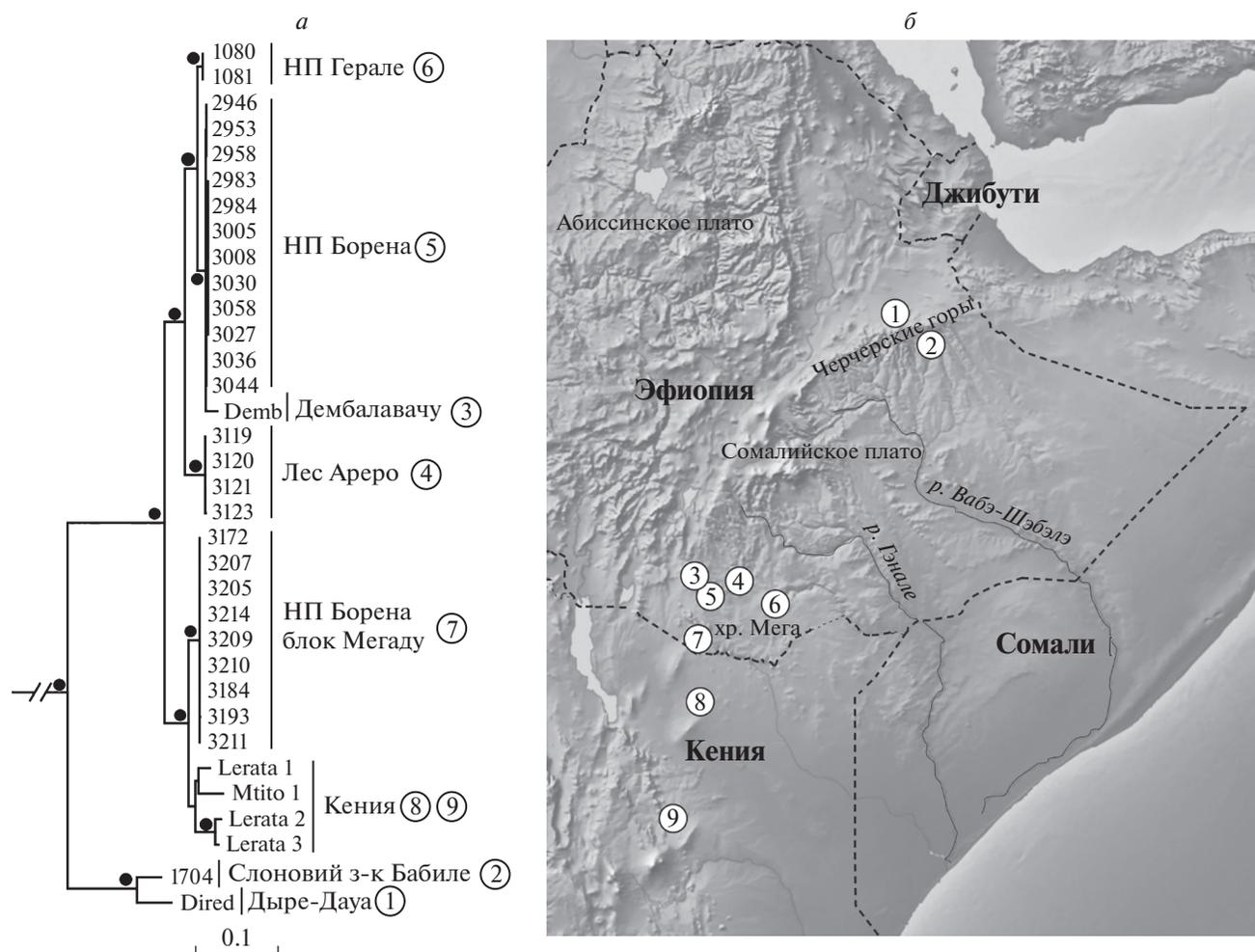


Рис. 1. *a* – ML-дерево для комбинированной последовательности генов *cytb* и *D-loop*. Кружки вблизи узлов обозначают высокие поддержки в обоих анализах (>0.98 для BI и >90 для ML); *b* – карта с обозначениями исследованных локалитетов, соответствия цифр см. на рис. 1, *a*. Нумерация локалитетов соответствует нумерации в табл. 1. НП – национальный парк.

вании ряда морфологических, генетических, физиологических и экологических особенностей его выделяют в монотипическое семейство *Heterocephalidae* [18]. Эллерман [21] выделял четыре формы *Heterocephalus*, которые он рассматривал как синонимы, или как расы *H. glaber*, основываясь на количестве коренных зубов и размерах тела. Однако использование размеров тела для выделения форм *Heterocephalus* нецелесообразно из-за высокого уровня размерного полиморфизма, связанного со сложной социальной организацией колоний [22]. Филогеографическая структура *H. glaber* ранее рассматривалась только в работах Фаулкеса [22, 23], в основном на материале из Кении. В остальных работах были упомянуты лишь значительные генетические дистанции между голыми землекопами из Восточной Эфиопии и Кении [24].

Нами были проанализированы последовательности двух митохондриальных генов: цитохрома *b* (*cytb*) и контрольного региона (*D-loop*) у 28 экземпляров голого землекопа из пяти локалитетов Эфиопии, собранных в основном во время работы Совместной Российско-Эфиопской Биологической Экспедиции (СРЭБЭ) в 2008–2017 гг. Также в анализ были включены имеющиеся в Генбанке последовательности этих двух генов *H. glaber* из Кении и Эфиопии (рис. 1, *a*; табл. 1). Реконструкция филогенетических деревьев была выполнена с помощью двух широко используемых алгоритмов: максимального правдоподобия (maximum likelihood, ML) и байесовского анализа (MrBayes, BI). В качестве внешней группы использованы представители семейства *Bathyergidae*: *Heliophobius argenteocinereus* (AY425940, U87538) и *Fukomys damarensis* (KT321364).

Таблица 1. Список образцов *H. glaber*, использованных в работе

№ п/п	ID	Локалитет	Широта	Долгота	<i>cytb</i>	<i>D-loop</i>
1	2946	Эфиопия, НП Борена (5)	4°33'58" N	38°18'55" E	МК795872	МК795900
2	2953	Эфиопия, НП Борена (5)	4°33'58" N	38°18'55" E	МК795871	МК795899
3	2958	Эфиопия, НП Борена (5)	4°34'4" N	38°19' E	МК795873	МК795901
4	2983	Эфиопия, НП Борена (5)	4°32'53" N	38°16'38" E	МК795874	МК795902
5	2984	Эфиопия, НП Борена (5)	4°32'53" N	38°16'38" E	МК795875	МК795903
6	3005	Эфиопия, НП Борена (5)	4°32'54.93" N	38°16'36.99" E	МК795877	МК795905
7	3008	Эфиопия, НП Борена (5)	4°32'54.93" N	38°16'36.99" E	МК795876	МК795904
8	3027	Эфиопия, НП Борена (5)			МК795879	МК795907
9	3030	Эфиопия, НП Борена (5)			МК795878	МК795906
10	3036	Эфиопия, НП Борена (5)	4°31'56.91" N	38°16'39.78" E	МК795880	МК795908
11	3044	Эфиопия, НП Борена (5)	4°31'56.91" N	38°16'39.78" E	МК795881	МК795909
12	3058	Эфиопия, НП Борена (5)	4°32'2" N	38°16'43.40" E	МК795882	МК795910
13	3119	Эфиопия, лес Ареро (4)	4°49'8" N	38°49'8" E	МК795887	МК795915
14	3120	Эфиопия, лес Ареро (4)	4°49'13" N	38°49'6" E	МК795888	МК795916
15	3121	Эфиопия, лес Ареро (4)	4°48'59" N	38°49'7" E	МК795889	МК795917
16	3123	Эфиопия, лес Ареро (4)	4°48'55" N	38°49'2" E	МК795884	МК795912
17	3172	Эфиопия, НП Борена, блок Мегаду (7)	3°48'15" N	38°05'56" E	МК795890	МК795918
18	3184	Эфиопия, НП Борена, блок Мегаду (7)	3°48'15" N	38°05'56" E	МК795891	МК795919
19	3193	Эфиопия, НП Борена, блок Мегаду (7)	3°48'15.6" N	38°05'55.3" E	МК795885	МК795913
20	3205	Эфиопия, НП Борена, блок Мегаду (7)	3°46'52.7" N	38°04'01.9" E	МК795892	МК795920
21	3207	Эфиопия, НП Борена, блок Мегаду (7)	3°46'52.7" N	38°04'01.9" E	МК795893	МК795921
22	3209	Эфиопия, НП Борена, блок Мегаду (7)	3°46'55.5" N	38°04'04.4" E	МК795894	МК795922
23	3210	Эфиопия, НП Борена, блок Мегаду (7)	3°46'55.5" N	38°04'04.4" E	МК795895	МК795923
24	3211	Эфиопия, НП Борена, блок Мегаду (7)	3°46'57" N	38°04'03.5" E	МК795896	—
25	3214	Эфиопия, НП Борена, блок Мегаду (7)	3°46'57" N	38°04'03.5" E	МК795886	МК795914
26	1080	Эфиопия, НП Герале (6)	4°24'31" N	39°27'56" E	МК795897	МК795924
27	1081	Эфиопия, НП Герале (6)	4°24'31" N	39°27'56" E	МК795898	МК795925
28	1704	Эфиопия, Слоновый заказник Бабиле (2)	9°09'08" N	42°15'25" E	МК795883	МК795911
29	Dired	Эфиопия, Дыре-Дауа (1)	9°35' N	41°49' E	AY425944	—
30	Demb	Эфиопия, Дембалавачу (3)	4°53' N	38°6' E	U87521	U87528
31	Lerata 1	Кения, Лерата (9)	0°37' N	37°39' E	U87524	U87532
32	Lerata 2	Кения, Лерата (9)	0°37' N	37°39' E	U87522	U87530
33	Lerata 3	Кения, Лерата (9)	0°37' N	37°39' E	U87523	U87531
34	Mtito 1	Кения, Мтито Андеи (8)	2°41' S	38°9' E	U87525	U87536

Примечание. Полужирным шрифтом выделены последовательности из Генбанка. Нумерация локалитетов соответствует нумерации на рис. 1. НП – национальный парк.

По результатам анализа комбинированной последовательности *cytb* + *D-loop* (рис. 1,б) внутри *H. glaber* можно выделить две крупные клады с высокими поддержками в обоих анализах. Первую формируют образцы из Южной Эфиопии и Кении, вторую – два образца из Восточной Эфиопии. Генетическая дистанция (К2Р) по гену *cytb* между ними достигает 11.2%. Такое разделение, вероятно, связано с географической изоля-

цией местообитаний двух данных филогрупп Сомалийским плато, а также долинами рек Гэнале и Вабэ-Шэбэле.

Внутри первой клады можно выделить две высокоподдерживаемые подгруппы с генетической дистанцией ~4%: одна из Южной Эфиопии, а вторая из Кении и крайнего юга Эфиопии, что может быть связано с изолирующим эффектом

горного массива Мега и обширных лавовых полей, расположенных к югу от него. Кроме того, внутри этих двух подгрупп также выделяются более мелкие группировки, генетические дистанции между которыми варьируют в пределах от 1 до 2.5%.

Генетическая дистанция между образцами из Восточной Эфиопии достигает 3.7%; по-видимому, это связано с наличием географического барьера – горного хребта Черчер между ареалами этих двух предполагаемых филогрупп. Интересно, что этот же хребет разделяет ареалы двух видов песчанок рода *Gerbilliscus* (*G. "Babile"* и *G. robustus*), относящихся к другой группе грызунов, эндемичных для сомали-масайского биома [17].

Как показали результаты нашего исследования, *H. glaber* обладает выраженной филогеографической структурой. Вероятно, существует несколько глубоко дивергировавших форм *H. glaber* неясного таксономического ранга. Согласно генетической концепции вида [25, 26], межвидовая граница определяется на основании уровня генетических дистанций между известными генетически изолированными линиями, которые сохранили свою генетическую целостность при симпатрическом или парапатрическом существовании (обмен генами отсутствует или незначителен). Однако проведение границы между внутри- и межвидовой изменчивостью *H. glaber* затруднено из-за таких особенностей его биологии как подземный образ жизни и эусоциальность. Млекопитающие, ведущие строго подземно-роющий образ жизни, занимают фрагментированные места обитания и обладают ограниченными способностями к расселению; кроме того, их популяции могут быть частично изолированы не только расстоянием, но также биотическими и абиотическими факторами [27–30]. Таким образом, высокий уровень пространственной структурированности, типичный для подземных млекопитающих, может увеличивать скорость их диверсификации [31] и тем самым приводить к увеличению числа линий с неоднозначным таксономическим статусом, а прямое применение генетической концепции вида может привести к завышению таксономического ранга отдельных внутривидовых форм. Так, например, генетические дистанции по гену *cytb* между видами рода *Talpa* варьируют от 8 до 17% [32], для видов рода *Cryptomys* составляют 2.9% (между *C. anelli* и видом *Cryptomys* sp. из Каломо) и достигают 18% между отдельными популяциями *C. hottentotus* [22].

Следует отметить, что для *H. glaber* также трудно определить географические границы ареалов выделенных нами группировок. Так, если на юге граница между двумя группировками определено проходит по горному массиву Мега и лавовым полям, то число группировок и грани-

цы между ними на востоке пока не определены. Вероятно, здесь обитают только две крупные группировки, как это показано на имеющихся у нас данных. В то же время нельзя исключить возможности существования еще нескольких подобных группировок, разделенных долинами рек Гэнале и Вабэ-Шэбэле. Из-за ограниченного количества исследованного материала давать однозначное определение таксономического статуса выделенных гаплогрупп мтДНК пока преждевременно. Для более обоснованных суждений требуется расширить выборку образцов голого землекопа из Восточной Эфиопии и Сомали и провести анализ ядерных генов.

Авторы благодарны координатору Совместной Российско-Эфиопской Биологической Экспедиции А.А. Даркову за организацию экспедиционных работ, а также Радиму Шумбере (Университет Южной Богемии, Ческе Будеевице, Чехия) за предоставление материала из Национального парка Герале.

Работа была выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 18-74-00114) (молекулярно-генетические исследования) и в рамках госзадания ИПЭЭ РАН, проект № АААА-А18-118042490058-8 (сбор материала).

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Sherman P.W., Jarvis J.U.M., Alexander R.D. The Biology of the Naked Mole-Rat. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press, 1991. 536 p.
2. Patterson B.D. Family Heterocephalidae (naked mole-rats) // Handbook of Mammals of the World / Eds Wilson D.E., Lacher T.E., Mittermeier R.A. Barcelona: Lynx Ediciones, 2016. V. 6. P. 342–351.
3. Jarvis J.U.M. Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies // Science. 1981. V. 212. P. 571–573. <https://doi.org/10.1126/science.7209555>
4. Buffenstein R. Negligible senescence in the longest living rodent, the naked mole-rat: insights from a successfully aging species // J. Comparative Physiol. B. 2008. V. 178. P. 439–445. <https://doi.org/10.1007/s00360-007-0237-5>
5. Seluanov A., Hine C., Azpurua J. et al. Hypersensitivity to contact inhibition provides a clue to cancer resistance of naked mole-rat // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2009. V. 106. P. 19352–19357. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905252106>
6. Liang S., Mele J., Wu Y. et al. Resistance to experimental tumorigenesis in cells of a long-lived mammal, the naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*) // Aging Cell.

2010. V. 9. P. 626–635.
<https://doi.org/10.1111/j.1474-9726.2010.00588.x>
7. *Edrey Y.H., Park T.J., Kang H. et al.* Endocrine function and neurobiology of the longest-living rodent, the naked mole-rat // *Experim. Gerontol.* 2011. V. 46. № 2. P. 116–123.
<https://doi.org/10.1016/j.exger.2010.09.005>
 8. *Kim E.B., Fang X., Fushan A.A. et al.* Genome sequencing reveals insights into physiology and longevity of the naked mole rat // *Nature.* 2011. V. 479. P. 223–227.
<https://doi.org/10.1038/nature10533>
 9. *Buffenstein R., Park T., Hanes M., Artwohl J.* Naked mole rat // *The Laboratory Rabbit, Guinea Pig, Hamster, and Other Rodents* / Eds Suckow M.A., Stevens K.A., Wilson R.P. London: Elsevier, 2012. P. 1055–1074.
 10. *Larson J., Park T.J.* Extreme hypoxia tolerance of naked mole-rat brain // *Neuroreport.* 2009. V. 20. № 18. P. 1634–1637.
<https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e32833370cf>
 11. *Blass G.R.C.* Extreme resistance to hypercapnia-induced pulmonary edema of the African naked mole-rat: Doct. diss. Chicago: Univ. Illinois at Chicago, 2014. 104 p.
 12. *Sherman P.W., Jarvis J.U.M.* Extraordinary life spans of naked mole-rats (*Heterocephalus glaber*) // *J. Zool.* Lond. 2002. V. 258. P. 307–311.
<https://doi.org/10.1017/S0952836902001437>
 13. *Sepulchre P., Ramstein G., Fluteau F. et al.* Tectonic uplift and Eastern Africa aridification // *Science.* 2006. V. 313. № 5792. P. 1419–1423.
<https://doi.org/10.1126/science.1129158>
 14. Flora of Somalia: Vol. 1 – Pteridophyta; Gymnospermae; Angiospermae (Annonaceae-Fabaceae) / Eds Thulin M. Richmond: Royal Bot. Gardens, Kew, 1993. vii + 495 p.
 15. *Burgess N.D., Butynski T.M., Cordeiro N.J. et al.* The biological importance of the Eastern Arc Mountains of Tanzania and Kenya // *Biol. Conserv.* 2007. V. 134. № 2. P. 209–231.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.08.015>
 16. *Варшавский А.А., Каримова Т.Ю., Неронов В.М.* Особенности формирования фауны грызунов полуострова Сомали // *Зоол. журн.* 2007. Т. 86. № 12. С. 1498–1506.
 17. *Aghová T., Šumbera R., Pádek L. et al.* Multilocus phylogeny of East African gerbils (Rodentia, *Gerbilliscus*) illuminates the history of the Somali-Masai savanna // *J. Biogeography.* 2017. V. 44. № 10. P. 2295–2307.
<https://doi.org/10.1111/jbi.13017>
 18. *Patterson B.D., Upham N.S.* A newly recognized family from the horn of Africa, the Heterocephalidae (Rodentia: Ctenohystrica) // *Zool. J. Linnean Society.* 2014. V. 172. P. 942–963.
<https://doi.org/10.1111/zoj.12201>
 19. *Kingdon J.* *Island Africa: The Evolution of Africa's Rare Animals and Plants.* London: Collins, 1990. 287 p.
 20. *Honeycutt R.L., Edwards S.V., Nelson K., Nevo E.* Mitochondrial DNA variation and the phylogeny of African mole rats (Rodentia: Bathyergidae) // *Syst. Zoology.* 1987. V. 36. № 3. P. 280–292.
<https://doi.org/10.2307/2413067>
 21. *Ellerman R.* *Rodents other than Muridae // The Families and Genera of Living Rodents.* London: order of the Trustees of the British Museum, 1940. XXVI + 689 p.
 22. *Faulkes C.G., Verheyen E., Verheyen W. et al.* Phylogeographical patterns of genetic divergence and speciation in African mole-rats (Family: Bathyergidae) // *Mol. Ecol.* 2004. V. 13. P. 613–629.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2004.02099.x>
 23. *Faulkes C.G., Abbott D.H., O'brien H.P. et al.* Micro- and macrogeographical genetic structure of colonies of naked mole-rats *Heterocephalus glaber* // *Mol. Ecol.* 1997. V. 6. № 7. P. 615–628.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1997.00227.x>
 24. *Lavrenchenko L.A., Kruskop S.V., Bekele A. et al.* Mammals of the Babilie elephant sanctuary (Eastern Ethiopia) // *Russ. J. Theriology.* 2010. V. 9. № 2. P. 47–60.
<https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.09.2.01>
 25. *Bradley B.D., Baker R.J.* A test of the genetic species concept: cytochrome-b sequences and mammals // *J. Mammalogy.* 2001. V. 82. № 4. P. 960–973.
[https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2001\)082<0960:ATOTGS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2001)082<0960:ATOTGS>2.0.CO;2)
 26. *Baker R.J., Bradley R.D.* Speciation in mammals and the genetic species concept // *J. Mammalogy.* 2006. V. 87. № 4. P. 643–662.
<https://doi.org/10.1644/06-MAMM-F-038R2.1>
 27. *Steinberg E.K., Patton J.L.* Genetic structure and the geography of speciation in subterranean rodents: opportunities and constraints for evolutionary diversification // *Life Underground: The Biology of Subterranean Rodents* / Eds Lacey E.A., Patton J.L., Cameron G.N. Chicago and London: Univ. Chicago Press, 2000. P. 301–331.
 28. *Irwin D.E.* Phylogeographic breaks without geographic barriers to gene flow // *Evolution.* 2002. V. 56. № 12. P. 2383–2394.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00164.x>
 29. *Kuo C.H., Avise J.C.* Phylogeographic breaks in low-dispersal species: the emergence of concordance across gene trees // *Genetica.* 2005. V. 124. № 2–3. P. 179–186.
<https://doi.org/10.1007/s10709-005-2095-y>
 30. *Avise J.C.* Phylogeography: retrospect and prospect // *J. Biogeography.* 2009. V. 36. № 1. P. 3–15.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02032.x>
 31. *Reig A., Busch C., Ortells M., Contreras J.* An overview of evolution, systematics, population biology, cytogenetics, molecular biology and speciation in *Ctenomys* // *Progress Clin. Biol. Res.* 1990. V. 335. P. 71–96.
 32. *Bannikova A.A., Zemlemerova E.D., Colangelo P. et al.* An underground burst of diversity – a new look at the phylogeny and taxonomy of the genus *Talpa* Linnaeus, 1758 (Mammalia: Talpidae) as revealed by nuclear and mitochondrial genes // *Zool. J. Linnean Society.* 2015. P. 1–19.
<https://doi.org/10.1111/zoj.12298>

**Preliminary Data on Phylogeography of the Naked Mole-Rat
Heterocephalus glaber (Rodentia: Heterocephalidae)**

**E. D. Zemlemerova^{a, *}, D. S. Kostin^a, A. R. Gromov^a,
A. A. Martynov^a, D. Yu. Aleksandrov^a, and L. A. Lavrenchenko^{a, **}**

^a*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

^{*}*e-mail: zemlemerovalena@ya.ru*

^{**}*e-mail: llavrenchenko@gmail.com*

The naked mole-rat *Heterocephalus glaber* is widespread in arid and semi-arid areas of northeast Africa. It is endemic for the Somali-Masai biome and has a number of unique characteristics of its biology. Obviously, this could affect the structure of the genetic diversity of the species, which is insufficiently studied. For the first time we conducted the comparative analysis of two complete mitochondrial genes (cytochrome *b* and control region) of the species from significant part of its range. Our results showed that *H. glaber* demonstrates strong phylogeographic structure. There are probably several deeply divergent lineages of *H. glaber*, which taxonomic status isn't resolved.

Keywords: mitochondrial DNA, naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*, phylogeography.